

津山 尚*・西川恵子*: カツラ *Cercidiphyllum japonicum*
Sieb. et Zucc. の葉縁の形態学的研究

Takasi TUYAMA* & Keiko NISHIKAWA*: On the leaf-margin
morphology of *Cercidiphyllum japonicum* Sieb. et Zucc.

(Studies on the leaf-margins 2)

津山は1971年6月4~6日の間、東京大学理学部附属小石川植物園日光分園に滞在し、同園の久保田秀夫氏はか職員の方々の全面的な協力を得て、かねて考えていたヤブツバキの葉縁の形態の観察に始まった発想を一層広い植物群（双子葉植物に限り、木本を主とした）について展開して見たいとの願望を実現した。この発想はその後種々の試行錯誤をくりかえしながら、次に述べる考え方に到達した。

1. ふつう、植物の記載に用いられる術語、‘全縁’は全く異った2種の定義をもっていること。2. ‘鋸歯’という記載用語はラテン語の serratio の直訳であり、それはさらに同語 serra（鋸一のこぎり）に由来している。それであるから、のこぎりの歯が1個では道具として成立しないように、‘鋸歯’は葉縁上の複数の突起一歯を想定している。3. それならば、葉縁の記載あるいは研究に当って‘鋸歯’を1個ずつの‘歯’、tooth (cusp) に分解して考察した後にさらにこれを総合して葉縁の全体像をまとめた方が、ものの実体をより適確に把握できるのではないかと云うこと。4. 3を実質的に展開すれば、何種かの‘歯’、例えば a, b, c, …… など異種の‘歯’を具した葉縁は n^1a, n^2b, n^3c, \dots の集合で表現されることになる。但し n は自然数で $0 \sim \infty$ の間にあり、 ∞ は種ごとに一定量の range に含まれることは当然である。この場合 a, b, c, …… は明らかに別の category に属することになる。しかし、自然には中間型の存在が期待される。その場合はこの式に、ある修正を加えて一般化することは容易である。以上のような考えから、鋸歯を含む葉縁像の把握を一般化するのがこの研究の series の最後の目的である。

上の節の1~4ははなはだ抽象的に述べられているので、ここでより具体的に、しかし簡単に解説を試みたい。例えばハスの葉には歯は全くない。イヌガンの葉には先端に1個のみ歯がある。これを両方とも全縁葉と云うのは矛盾を含む。ユリノキの葉縁には、葉身先端の截形部中央に中肋がその太さをそのまま保ちながら突出した形の歯(a-種)が1個と、これと全く異った歯(b-種)が4個の裂片の先端におのおの1個、

* お茶の水女子大学 理学部 生物学教室。Department of Biology, Faculty of Science, Ochanomizu University, Ohtsuka, Tokyo.



Fig. 1. *Cercidiphyllum japonicum*. A young shoot, schematic sketch. The black areas are abaxial surfaces. \times ca. 3.

合計 4 個とがある。したがって、葉縁の鋸歯は 1a, 4b で表現することができる。津山が本誌 48 No. 7 表紙カバーのカットに模式的に描いたモッコクの葉縁は [1a, ∞ b] で表現される。ただし、b は時によって出現しないこともあるので、[1a, (∞ b)] として、b の方を () 中に入れることも考えられる。

以上の考えを実証的に進め、適確な葉縁の全体像を得るためには、植物体の一部としての鋸歯を含む葉縁の外部形態、組織（特に葉縁附近の細脈との関係）、発生学的特徴を明らかにし、もし何らかの特定の機能を有する場合はこれも解きあかす必要がある。この仕事は、特に最後に挙げた点に関しては、容易でないこ

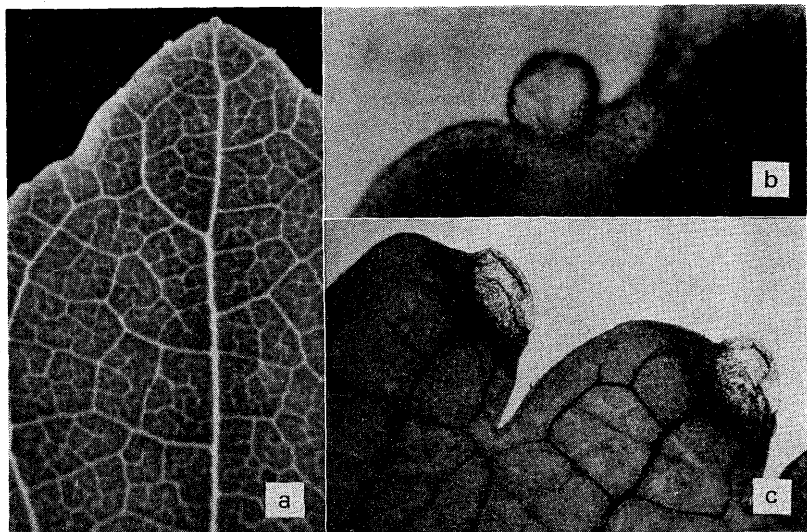


Fig. 2. The tooth of *Cercidiphyllum japonicum*. a. A part of the leaf-margin \times ca. 2.7 (Nikko Branch Garden of Koishikawa Botanical Garden, Tokyo University, Jul. 18, 1971—Photo by Mr. Kubota). b. A hand-section of teeth (Ohtsuka Park, Bunkyo-ku, Tokyo, cult.). c. A part of the leaf-margin from e-leaf, the dried stage of once FAA-ed specimen. (Kurumijima, Asahi-mura, Ohno-gun, Gifu Pref., wild, May 19, 1975).

とが予測される。しかしスグリ属の‘歯’は排水的であることが報告されている¹⁾, ある種の‘歯’は分泌的(腺構造的)である(多くのバラ科植物)²⁾。また、他の種群の‘歯’は遮断的構造を有していて、ふつうその先端から漸次的に始まる組織の老化・枯死を特定の構造によって防遏しているようである。本研究シリーズの第1報³⁾のツバキ科など、および本第2報であつかったカツラがその例である。

第2報であつかったカツラ *Cercidiphyllum japonicum* Sieb. et Zucc. は日本特産の種であり、*Cercidiphyllum* は日本・中国亜大陸の安徽、江西、山西、河南、湖北、陝西、甘肅、四川の各省、および本邦の北海道、本州、四国、九州に特産し⁴⁾、ある説によると変異はあっても、すべて1種内に含まれると云う。この属はカツラ科 *Cercidiphyllaceae* を代表し(Van Tieghem, 1900)、更に単独にカツラ目 *Cercidiphyllales* を代表する(Hu, 1950)との説もある⁵⁾。

本研究の発端は津山が1973年6月14~16日卒業論文作成に従事中の学生3名と共に再度日光分園を訪れた時に、ルーペ下に小盃状を呈した‘歯’を発見した時に始まる。今までに知り得た限りでは極めて風変りの‘歯’であるので、西川と共にやや詳細な研究を行った。なお、東京大学農学部教授倉田悟博士がカツラの鋸歯に関して“葉縁には整齊な小鈍波歯があり、歯端には1個の腺体を具え、……”と記している⁶⁾ことに留意した(1971年9月出版)。

材料および実験方法 カツラ *Cercidiphyllum japonicum* Sieb. et Zucc. の新葉で向軸側に巻き込んでいる状態のもの(1975年5月19日・金井弘夫博士・岐阜県大野郡朝日村胡桃島産—以下胡桃島産と呼称する。)と、すでに展開している状態のもの(胡桃島産および、1973年5月22日・小川啓子氏・東京都文京区大塚公園植栽品—以下大塚公園産と呼称する。)をF A A液中に保存し研究材料とした。

著者らは胡桃島(くるみじま)産標本の苗条(shoots)(Fig. 1)について、それに付着する葉を上方から、大体の大きさによって区別し、a~i-葉に分類した。すなわち葉の長さ1 mm 前後(以下「前後」を省略)をa-葉、3 mm をb-葉、7 mm をc-葉、12 mm をd-葉、14~15 mm をe-葉、17~18 mm をf-葉、21~23 mm をg-葉、25~26 mm をh-葉、29~30 mm をi-葉とした。これらの葉縁を葉身に平行な面で、厚さ10 μ の連続切片にし、ハイデンハイン・ヘマトキシリンとエリスロシンで染色し、永久プレパラートとした。ただし、a-葉は技術上操作困難と予測されたため除いた。また、葉身の最先端の鋸歯はこの研究から外した。研究の必要に応じて、上記の液浸標本のほかに、東京大学理学部附属小石川植物園(津山採集)・同大学附属日光分園(津山採集)・大塚公園(津山および西川採集)にある生標本も観察した。

実験の結果 Fig. 3, b はb-葉の切片で、左方が葉柄側、右方は葉身先端側になっている。c-葉においてはさらに鋸歯として見分けうる突起がb-葉より増加している。

本種の葉身の構造・組織は、葉基に近いものほど完成が遅れているように見える。

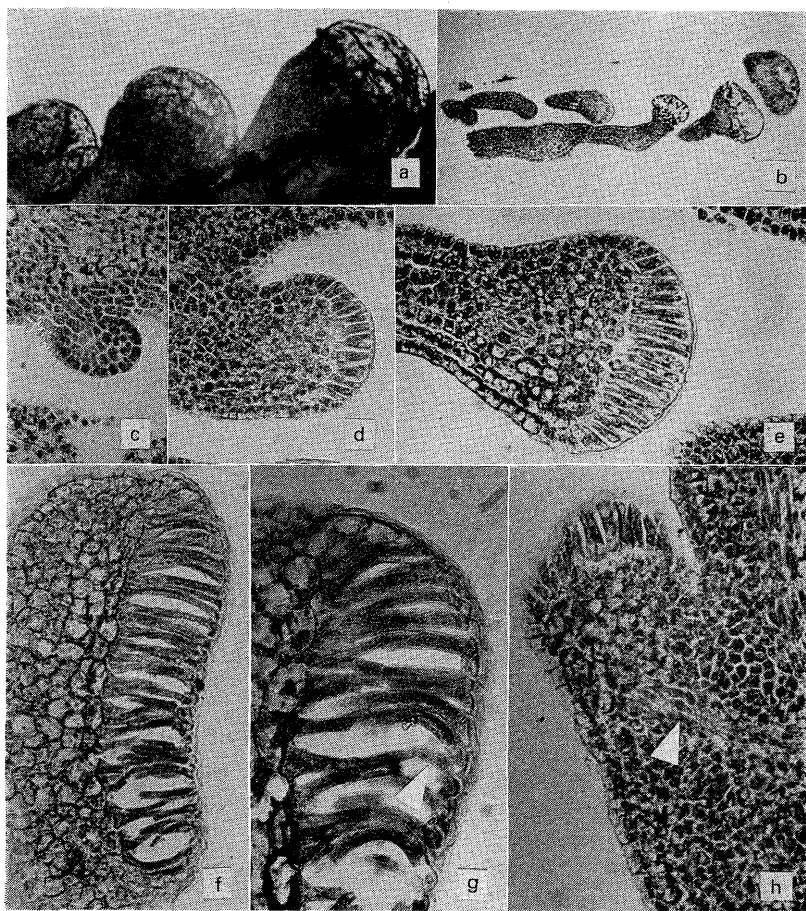


Fig. 3. The tooth of *Cercidiphyllum japonicum*. a. A part of the leaf-margin from the b-leaf, from the FAA-ed specimen, from the same locality as of Fig. 2, c. b-h. The microtome sections in 10μ . b-e and h. From the same locality as above. f, g. Ohtsuka Park. b-c and h, b-leaf; d-e, c-leaf; f-g, d-leaf. b. From the younger to the more aged stages of the teeth are shown in series on a slide glass from left to right. c. Earlier differentiation of the epidermis (A-stage). d. Definite differentiation of the same (B-stage). e. The later stage of elongation of the same (B-stage). f. The occurrence of the schizogenous spaces between the epidermis (C-stage). g. The enlargement of Fig. 3, f. h. The initiation of the procambium in the mesophyll (B-stage). In a-g, all the apices of the leaf-blades are directed to the right hand, but in h those are directed upwards.

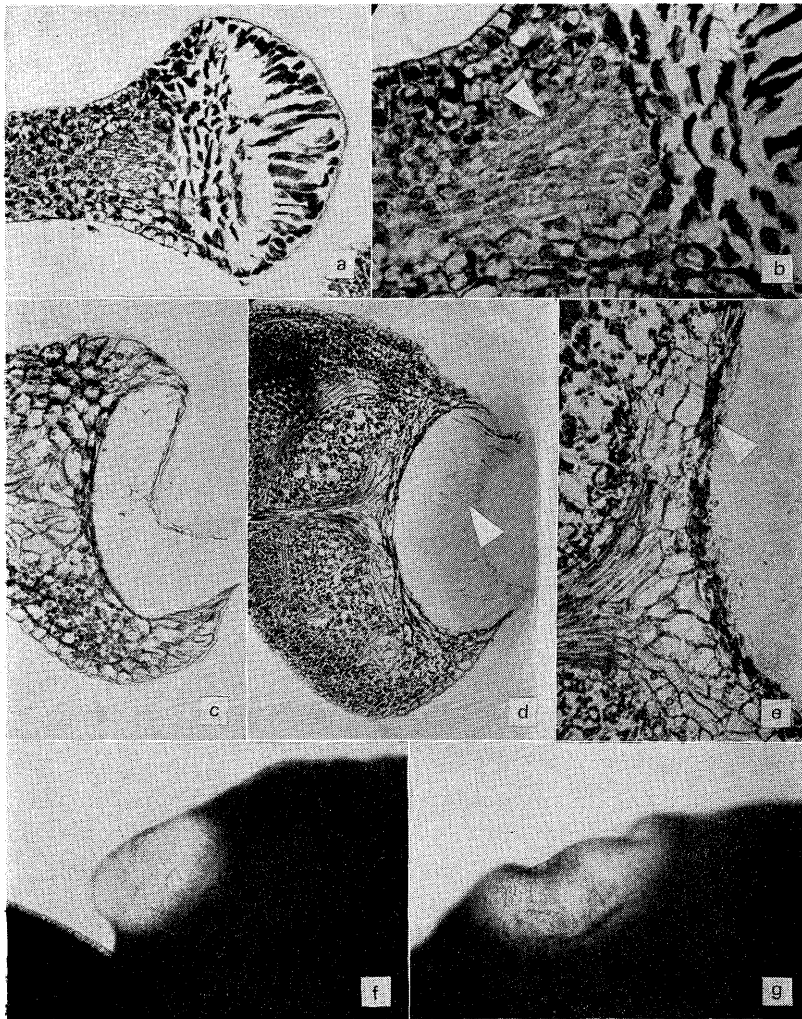


Fig. 4. *Cercidiphyllum japonicum*. All the sample materials are from Kurumi-jima. a-b, c-leaf; c, f and g, d-leaf; d, g-leaf; e, h-leaf. a-e. The microtome sections in 10μ . a. The beginning of shrinkage of the cell-contents (D-stage). b. Initiation of the secondary thickening on the cell-wall (Appearance of the tracheary element) (D-stage). c. The earlier stage of the 'evacuation' (E-stage). d. The flat-topped end of the tracheary bundle, and remnants of the cell-wall of the epidermis (F-stage). e. The similar feature as of the preceding (F-stage). An arrow shows deteriorated subepidermal layers. f, g. From the intact FAA-ed specimens. f. The turgid condition of a tooth. g. The shriveled condition of another tooth.

鋸歯においても同様であって、葉柄に近いものほど発達の初期段階にある。それ故、本小篇においては、a-葉・b-葉・c-葉・……の順に鋸歯の発達ないしは老化を並べることは意味がないと考えて、どの分類群の葉から得られた鋸歯のデータであるかにこだわらず、発達段階の順序を総括して記述することにした。しかし、正確を期するために、おのおののデータ（写真をふくむ）には、a-葉・b-葉・……のデータを残しておいた。

ごく若い鋸歯（b-葉の葉柄に近い鋸歯）は、Fig. 3, c のように組織分化の点に関して、表皮を除いて特別な変化は見られない（A発達段階—以下A段階のごとく略す）が、葉身の先端に近い鋸歯ほどより明らかな組織分化が観察される。まず、鋸歯先端部の表皮細胞が他のそれに比べて垂層(anticlinal)方向に伸長してくる（B段階—Fig. 3, d, e）。B段階の伸長した表皮細胞のパターンは未発表ではあるけれども、今まで他の植物分類群で観察してきた腺細胞と良く似ている。次に、伸長した表皮細胞の間に離生(schizogenous)的な細胞間隙が認められるにいたる（C段階—Fig. 3, f, g）。B段階では葉肉細胞内に主脈から葉縁に至る方向に、明らかに長い細胞の分化が認められ、核の存在が見られる（Fig. 3, h）。

その後、伸長した表皮細胞とそれに接する数層の葉肉細胞に原形質の萎縮が認められ（Fig. 4, a）、伸長した葉肉細胞の一部には核を失ない、かつ、細胞膜の第2次肥厚が認められるものも生じてくる（D段階—Fig. 4, b）。

前述の原形質の萎縮像は、自然状態の生葉内で起っているとは断言できない。しかし、少なくとも著者らの採用したミクロトーム技術の範囲内においては、常に伸長した表皮細胞とそれに接する数層の葉肉細胞のみに生じる（以下“萎縮層”と称する）。この段階の幼期の仮道管束の葉縁側末端（以下末端と称する）は、萎縮層に接している（Fig. 4, b）。なお、上記の萎縮層は組織全体がその体積を減少して、平頭状仮道管束の末端部に押しつけられたような形になっていて、結果的に、“空洞”の基底部を凹面鏡的にしている。c-葉の中には葉肉細胞の萎縮層が厚く、仮道管束がその萎縮層に入り込んでいるのも稀に観察された。この場合も仮道管束の末端は表皮細胞から数層位内側の所で止まっていることは、一般の場合と同様である。

前述の原形質が萎縮した表皮細胞および葉肉細胞は、さらに内容を失ない Fig. 4, cのごとく一見大形の“空洞”を残す（E段階）。e~i-葉には組織分化の上から著しい変化は見られないが、これらの葉においては切片作成過程において鋸歯先端部が極めて破損されやすく、仮道管束はE段階に比べると末端は急激に拡がっていて平頭状のパターン（F段階—Fig. 4, d, e）を示す。

まとめ カツラ, *Cercidiphyllum japonicum* Sieb. et Zucc. の鋸歯先端部の構造に関して、切片標本の観察から以下のことがわかった。鋸歯先端部の組織分化は表皮細胞が垂層方向に伸長して腺細胞状を示す。次にそれらの細胞間に離生間隙が認めら

れ、さらにその表皮細胞およびその下の等径的な数層の葉肉細胞に、他の組織に先だつところの早期の萎縮が起る。最後に、この部分はほとんどまったく内容物が失なわれ、見かけ上大きい“空洞”が形成される。

若い鋸歯の表皮細胞が腺細胞の形態を示していることから、この時期には分泌機能があると推定される。また、仮道管束の末端が平頭的に終り、“空洞”の基底部ほぼ全体をおおっていることと、“空洞”の形が一定の形を保持し続けることを考え合せるると、“空洞”ではなく、何らかの液体で満されているのではないかと考える。

液浸標本および生標本 (Fig. 2, a, b) の鋸歯先端部を観察すると、円頭状 (Fig. 4, f)~波状 (Fig. 4, g) までの形が見られ、その“空洞”は何かの液体で満されているらしいことが推定された。波状の場合は外部環境的、または、内的な原因で、その液体が減少している状態を示しているのかも知れない。円頭状~波状のパターンは同一葉上に混在するのがしばしば発見され、かつ、その鋸歯の年令に無関係である。

本研究の第1報 (西川・高橋: 植物研究雑誌, 50: 143-149, 1975) に発表したヤブツバキの場合と比較してみると、両者ともに、多くの植物群の中で特殊な鋸歯であるから、大きい意味を持たないかも知れない。強いてこれを比較すると、両者とも若い鋸歯においては表皮細胞が腺細胞状になり、後に萎縮することは共通である。しかし、原形質の萎縮現象が、カツラでは仮道管束の末端が急激に平頭状に拡がって止まり、ヤブツバキの場合はコルク細胞層からなる離層組織で止まることが決定的に異なる。著者らはカツラで観察した鋸歯の型を“カツラ型”と呼ぶことにしたい。

この小論文の発想は津山に基づき、かつ、まえがきは津山が単独でまとめた。顕微鏡的切片技術は西川が分担した。ただし、生標本・液浸標本・プレパラートの観察・考察・推定に関して、両者が全般にわたって検討した。

謝辞 本研究に関して、国立科学博物館植物研究部の金井弘夫博士・東京大学理学部附属小石川植物園の山崎敬博士・1973年度お茶の水女子大学理学部生物科卒業の小川啓子氏の方々からは材料提供を受けた。また、同大学理学部生物学科植物学教室の鑑礼子博士からは、写真技術上の助力を得た。以上の方々に厚くお礼を申し上げる次第である。

東京大学理学部附属植物園日光分園の久保田秀夫氏は、本研究を含む葉縁の研究の初期 (1971年) に他の職員の方々と共に、全面的に協力され、かつ、写真の貸与を受けた。深く感謝の意を表する。

文 献

- 1) Stern, W. L., E. M. Sweitzer and R. E. Phipps: Comparative anatomy and systematics of woody Saxifragaceae. *Ribes*. in N. K. B. Robson, D. F. Cutler and M. Gregory (ed.): New Research in Plant Anatomy. Suppl.

Bot. Soc. London 63: 215-237, 1970. 2) 小川啓子: 葉縁の研究—腺状鋸歯型 (May 1974, 未出版). 3) 西川恵子・高橋淳子: ヤブツバキの葉縁の形態学的研究. On the tooth of the leaf-blade in *Camellia japonica* L. var. *japonica*. Studies on the leaf-margins 1 in Journ. Jap. Bot. 50: 143-149, 1975. 4) 中国科学院植物研究所 (編): 中国高等植物図鑑 1: 650, fig. 1300, 1972. 5) А. Л. Тахтаджян; A. Takhtajan, 1966. Система и Филогения Цветковых Растений, Systema et Phylogenia Magnoliophytorum: 115-116. 6) 倉田 悟 (Kurata, S.) (ed.): 原色日本林業樹木図鑑 rev. ed., 1: 126, pl. 63, 1971.

Summary

The authors took notes on the characteristic leaf margins of *Cercidiphyllum japonicum* Sieb. et Zucc., endemic to Japan proper and the continental China. The features of the teeth (or cusps) are as shown in Fig. 1. At the apices of the teeth, there are gland-like structures. In this paper, the structures were followed in their developmental sequences. The main sample material was collected by Dr. Hiroo Kanai on 19 May, 1975 at Kurumi-jima, Oono-gun, Gifu Pref. from a wild tree. The leaves on the shoot were named from the uppermost distinguishable node to the lower respectively as a-leaf, b-leaf, and so on to i-leaf. On the same leaf, the teeth are younger on the lower margin than on the upper, so that a tooth of b-leaf, for example, is not always younger than that of c-leaf. In this paper, however, the names of the leaves are retained for the precision's sake. The developmental stages of the teeth were roughly circumscribed based on their changes in the outlines and the anatomical configurations which were observed on the permanent microtome preparations cut by 10 μ , and stained with Heidenhain's iron-alum hematoxylin and erythrosin. As the differentiation of one tissue is not always keeping pace with that of the other tissue, the developmental stages were primarily based on the degree of differentiation in the epidermis and the cell layers abutting upon it, and secondarily on that of tracheary elements. Supplementary observations were also made on the fresh and FAA-ed materials from several other localities as mentioned in the Japanese text. The hand-sections of these materials were also consulted with.

The developmental stages explained above are summerized as follows.

A-stage. No differentiation is observed in the tissue of the teeth

except the regular arrangement of the epidermal cells with square shape in longisections.

B-stage. The epidermal cells at the apices of the teeth are manifestly elongated anticlinally. This pattern remind us the young glandular epidermis which is usually seen in many taxa belonging to dicotyledons.

C-stage. The schizogenous intercellular spaces are observed among the anticlinal cell walls of the epidermis.

D-stage. The shrinkage of the cytoplasm occurs in the epidermis and several cell layers underneath it, as far as we could have observe in our permanent preparations. Among the procambial strand directed to the teeth through the mesophyll, young tracheids differentiate with the secondary cell-wall thickenings.

E-stage. Above explained cells with the shrinked protoplasm further lose their cell contents, and bring about the strong shrinkage of the tissue concerned as a whole, remaining a large 'cavity' in the place formerly occupied by them. The shrinked tissue seems as to be pressed to the bottom of the cavity. The mature tracheary bundle or bundles are reached to this tissue from inside.

□Ch. R. Harrison: **Ornamental conifers** pp. 224. figs. 554. David & Charles, Newton Abbot, Devon (1975) ¥ 9975. 大版のページにカラーで三図ずつを排列した世界中の針葉樹の図鑑で、印刷もよいし記述も手頃である。1966年前後に出た針葉樹の著作三部、即ち Dallimore & Jackson の *A handbook of Coniferae and Ginkgoaceae* の S.G. Harrison による増訂版 (1966), Ouden & Boom の *Manual of cultivated conifers* (1965), 及び Welch の *Dwarf conifers* (1966) の欠けたところをおぎない、よいところを踏襲したものであるからその編集はすぐれている。属名のABC順に排列し、或は一種の園芸品を集め (たとえば *Chamaecyparis lawsoniana* では57品種を図示するなど) 或は珍稀な属たとえば *Callitris*, *Fokienia*, *Fitzroya*, *Neocallitropsis*, *Papuacedrus* *Tetraclinis* 等の近接写真を掲げるなど、中々に緩急の妙をえているし、学名などの論議は避けるが図をみればわかるものもあるろうと中々自信を示す。適用温度を10段階にわけて添記したこともよい。とにかく近來にない好参考書とみなすことができる。(前川文夫)